

УДК 631.52 634.739.2

Цитологическая и морфологическая изменчивость клюквы: адаптивные возможности и перспективы селекции

А.Б. Горбунов¹, Е.В. Титов¹

¹ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, д. 101, botgard@csbg-nsk.ru

Аннотация

Актуальность исследований обусловлена отсутствием сведений по цитологической и морфологической изменчивости клюквы на обширной территории азиатской и европейской России, необходимостью определения перспективных направлений и подходов в селекции клюквы. Задачей исследований было изучение чисел хромосом, морфометрические признаки побегов, листьев, соцветий, цветков, плодов, и семян генотипов клюквы разного эколого-географического происхождения, установления перспективных источников хозяйственно ценных признаков. Числа хромосом образцов определяли прямым подсчетом в стадии метафазы на давленых препаратах корневой меристемы и апексов побегов. Измерение морфологических признаков проводили в 20-кратной повторности методом прямого морфометрического анализа с использованием механических средств. Цитологические исследования подтвердили сведения о том, что *Vaccinium macrocarpon* и *Vaccinium microcarpum* являются преимущественно диплоидными видами $2n = 24$. У последнего вида обнаружили тетраплоидный образец $2n = 48$. *Vaccinium oxycoccus* представлена двумя группами хромосомных рас: тетраплоидами ($2n = 48$) и смесью разнохромосомных рас: диплоиды – $2n = 24$, полиплоиды – три-, $2n = 36$, пента- $2n = 60$, гекса- $2n = 72$, окта- $2n = 96$, и нонаплоидами – $2n = 108$, а также анеуплоидами – $2n = 54, 56, 66$ и др., и миксоплоидами. Морфологические исследования также подтвердили наличие в подроде *Oxycoccus* трёх видов клюквы. Наибольшая изменчивость морфологических признаков отмечена у *Vaccinium oxycoccus*. Выявлены общие и специфические морфологические и экологические признаки трёх видов клюквы. Для селекции в Сибири по комплексу признаков перспективны *V. oxycoccus* и *V. macrocarpon*.

Ключевые слова: *Vaccinium*, хромосомные расы, диплоид, тетраплоид, полиплоид, гибриды

Cytological and morphological variability of cranberries: adaptive capabilities and prospects for breeding

А.Б. Горбунов¹, Е.В. Титов¹

¹Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk, 630090, botgard@csbg-nsk.ru

Abstract

The relevance of this study stems from the lack of data on the cytological and morphological variability of cranberries across a vast area of Asia and Russia, as well as the need to identify progressive research and approaches to cranberry breeding. This research included examining chromosomes, morphometric traits of shoots, leaves, inflorescences, flowers, fruits, and seeds, cranberry genotypes of different ecological and geographical origins, and research into promising economic sources. Chromosome numbers were measured by counting at the metaphase stage on

crushed preparations of root meristems and shoot apices. Morphological traits were measured 20-fold using direct morphometric analysis with repeated mechanical means. Cytological studies confirmed that *Vaccinium macrocarpon* and *Vaccinium microcarpum* are exclusively diploid ($2n = 24$). A tetraploid ($2n = 48$) sample was found in the latter species. *Vaccinium oxycoccus* contains two additional chromosome races: tetraploids ($2n = 48$) and a mixture of heterochromosomal races: diids - $2n = 24$, polyploids - tri-, $2n = 36$, penta- $2n = 60$, hexa- $2n = 72$, octa- $2n = 96$, and nonaploids – $2n = 108$, as well as aneuploids. – $2n = 54, 56, 66$, etc., and mixoploids. Morphological studies also confirmed the presence of three cranberry species in the subgenus *Oxycoccus*. The greatest variability of morphological characters was noted in *Vaccinium oxycoccus*. Common and characteristic morphological and ecological characters of the three cranberry species were revealed. *V. oxycoccus* and *V. macrocarpon* are promising for breeding in Siberia based on a complex of characters.

Key words: *Vaccinium*, chromosomal races, diploid, tetraploid, polyploid, hybrids

Введение

Клюква относится к семейству – Ericaceae Juss., роду – *Vaccinium* L., подроду *Oxycoccus* (Hill) A.Gray, который включает: *Vaccinium microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh. – клюква мелкоплодная, *Vaccinium oxycoccus* L. – клюква болотная, *Vaccinium macrocarpon* Aiton – клюква крупноплодная (Chepinoga et al., 2024).

В России в естественных условиях произрастают первые два. Клюква крупноплодная, естественно встречается только в Северной Америке и на плантациях как в РФ, так и во многих других странах, в т.ч. и соседних – Беларуси, Латвии, Литве и др. Клюква болотная представлена тремя хромосомными расами: $2n = 24, 48, 72$. H. Ahokas (1971) гексаплоидную расу клюквы болотной ($2n = 72$) выделяет в самостоятельный вид *Vaccinium hagerupii* (A. Löve et D. Löve, Ahokas) – клюква Хагерупа. Два других вида являются диплоидами: $2n = 24$. Данные по числам хромосом приводятся общей ссылкой на Chromosome Counts Database version 1.66 (Rice et al., 2015).

В Северной Америке Vander Kloet (1983, 1988) рассматривал диплоид *V. microcarpum* (рисунок 1), тетраплоид *V. oxycoccus* и гексаплоид принадлежащими к одному виду, потому что при изучении гербария он наблюдал непрерывную изменчивость их морфологических признаков, но *V. macrocarpon* рассматривался этим автором как самостоятельный вид.



а – цветение; б – плодоношение
Рисунок 1 – Клюква мелкоплодная

По данным О. Ravanko (1990), на юго-западе Финляндии растения клюквы морфологически могли быть определены как *V. microcarpum*, *V. oxycoccus*, *V. hagerupii*, а также как промежуточные образцы *Vaccinium* subg. *Oxycoccus* рассматривался им как полиплоидный комплекс, содержащий диплоиды, тетраплоиды и гексаплоиды. Все *V. microcarpum* в Финляндии имели голые цветоножки, и они проявляли тенденцию быть отличимыми от полиплоидов признаками листа, хотя полиплоиды иногда имели более мелкие листья. Некоторые полиплоиды, имели иногда голые, опушённые или частично опушённые цветоножки. Эти растения насчитывали около 48 хромосом, и они вероятно представляли тетраплоиды *V. microcarpum*.

Морфологические признаки клюквы рассмотрены в ряде флористических работ (Česonienė, et al., 2013, Ленковец, 2018, Bobis et. al., 2020). Клюква мелкоплодная имеет стелющиеся побеги длиной 12...25 см, прямостоячие 2...5 см, толщина побегов 0,5...1,0 мм (Горбунов, 2013), листья продолговато-яйцевидные, на верхушке сильно заострённые, длиной 3,0...7,5 мм, шириной 2...3 мм, с сильно завернутыми краями; черешки длиной 0,5...1,0 мм. В кисти 1...3 цветка, цветоножки в основном голые, 12...30 мм длиной (в среднем 20 мм); прицветнички расположены ниже середины цветоножки; чашелистики розовые, по краям красные, длиной 0,5...1,0 мм; лепестки красновато-розовые, длиной 3...5 мм, шириной 1,0...1,5 мм, столбик длиной 4...5 мм, темно-красный, выдвинут из тычинок более, чем на половину их длины. Ягода тёмно-пурпуровая, массой 0,2...0,3 г. По данным А.Ф. Черкасова и соавторов (1981) ягоды у клюквы мелкоплодной массой 0,2...0,4 г.

Клюква болотная (рисунок 2), по мнению W.H. Camp (1944), является аллотетрапloidом, который произошёл в результате гибридизации клюквы мелкоплодной с клюквой крупноплодной в плейстоценовом периоде, когда под давлением ледников первый вид сместился на юг Северной Америки и контактировал со вторым, представляет собой смесь тетрапloidных гибридов и их производных. По данным O. Suda, M.A. Lysák (2001), клюква болотная представлена смесью хромосомных рас, в основном тетра- ($2n = 48$), гекса- ($2n = 72$) и пентапloidами ($2n = 60$), встречаются также генотипы с $2n = 24, 36, 52, 56$ и 112 (Gorbunov, 1992, 1993; Gorbunov, Luzyanina, 2000). Клюква болотная произрастает в ценозах, моховой покров которых представлен главным образом *Sphagnum magellanicum* и *S. angustifolium*. В обширном ареале клюквы болотной широко распространена гексаплоидная раса.



а – цветение; б – плодоношение
Рисунок 2 – Клюква болотная

В отечественной литературе наиболее основательно вопросы морфологии клюквы болотной рассмотрены в работе И.М. Беляева «Клюква обыкновенная *Oxycoccus palustris* Pers.» (1938). По данным автора, многолетние побеги клюквы достигают разной длины в зависимости от экологических условий. На бедных верховых сфагновых болотах они обычно не превышают 20...30 см; на более богатых переходных болотах побеги достигают 80 см, а в особо благоприятных условиях – даже до 1 м. По данным А.Ф. Черкасова (2001), стелющиеся побеги клюквы болотной имеют длину 70...80 см, прямостоячие – до 10...12 см. Старые побеги несут сравнительно небольшое число листьев, в среднем на 5 см длины от 2 до 10 шт. На молодых ветвях листья сближены сильнее. Толщина побегов 1...2 мм (Горбунов, 2013). Средняя толщина стеблей у клюквы болотной около 1 мм, цвет светло-коричневый. С 2...3-летнего возраста побегов у них начинает отслаиваться кора, которая в виде продольных лент сохраняется на побеге в течение нескольких лет (Черкасов, 2001).

Форма листьев не отличается большой изменчивостью. Наибольшее распространение имеют типы с яйцевидной и продолговато-яйцевидной пластинкой. Характерным признаком для клюквы болотной является заострённость листа, в отличие от клюквы крупноплодной, имеющей листья с тупой верхушкой. Края листьев цельные, завёрнуты вниз, срединная жилка вдавлена. Окраска верхней стороны листа тёмно-зелёная, с блеском, нижней – серо-зелёная матовая с восковым налётом. Чем более старые листья, тем сильнее завёрнуты их края. Размер листовой пластинки достигает в длину 16 мм и в ширину до 8 мм. Наибольшей длине листа не всегда соответствует наибольшая его ширина. Нередко можно встретить длинные и узкие листья наряду с более короткими и широкими. В.Г. Донских с соавторами (2016) отмечает, что длина листа у клюквы болотной в Московской области составляет 6,8...14,4 мм, число семян в ягоде 4,18...6,20 шт., масса ягоды 0,16...1,07 г.

У клюквы болотной венчик ярко-розовый, розовый, бледно-розовый или белый. Лепестки ланцетной формы, длина их 6...8 мм, ширина 2...3 мм; срединная жилка тёмно-розовая, основание лепестка более тёмное. Цветоножки опущены, 15...50 мм длиной (в среднем 25 мм). Завязь 4-х, редко 5-гнёздная; ягода тоже 4-х, реже 5-гнёздная. У клюквы болотной бывают 3-х, 5-ти и 6-гнёздные ягоды (Черкасов и др., 1981). Ягоды шаровидные или приплюснутые, продолговато-яйцевидные, грушевидные, веретеновидные (Горбунов, 2013), окраска плода бывает розовой, светло-красной, тёмно-красной, вишнёво-красной.

Клюква крупноплодная (рисунок 3) характеризуется более мощным развитием вегетативной сферы.



а – цветение; б – плодоношение
Рисунок 3 – Клюква крупноплодная

Стелющиеся побеги 20...215 см, прямостоячие 1...20 см, толщина стебля 1,0...4,2 мм). Средняя толщина стеблей около 2 мм. Листья продолговатые с тупой верхушкой, с небольшой выемкой. Цветки находятся на тонких, красноватых, короткоопушённых или на голых интенсивно окрашенных цветоножках, длиной 1,5...4,5 см. На цветоножках расположено по 2 прицветничка (Черкасов, 1981, 2001). Прицветнички листовидные, в верхней части цветоножки всегда изогнуты, поэтому цветки принимают пониклое положение. Венчик 4-раздельный с загнутыми назад лепестками. Окраска лепестков бледно-розовая. В бутонах лепестки окрашены интенсивнее, чем у раскрывшихся цветков. Завязь 4-гнёздная. В завязи формируется до 30...40 семяпочек. Столбик прямой, нитевидный, длиной 5...8 мм, на конце расширен в виде растрuba, с блюдцеобразным рыльцем, светло-зелёный, возвышается над тычинками на 1,0...1,5 мм.

Тычинки у всех видов клюквы длиной 4...6 мм имеют приплюснутые опушённые тычиночные нити пурпурно-фиолетового цвета. С внутренней стороны к ним прикреплены пыльники, 2 гнезда которых переходят вверху в 2 свободные трубы, открывающиеся на вершине раструбовидным отверстием. Пыльниковые трубы почти такой же длины, как и сами пыльники, идут параллельно, образуя прямую линию или дугу. Наружные стенки пыльников покрыты сосочковидными утолщениями. Пыльцевые мешки светло-коричневые, пыльниковые трубы желтоватые. Тычинки (8, реже 4...7 и 9...11 шт.) располагаются вокруг столбика, образуя внутри полость и прикрывая нектарник. Щели между тычиночными нитями плотно закрываются волосками, что помогает сохранить нектар от дождя и ненужных посетителей. Доступ к нектару остается свободным лишь со стороны рыльца и пыльниковых трубок. Пыльники содержат пыльцевые зёрна в виде тетрад белого цвета. Размер тетрад клюквы болотной 32...56 мкм, а мелкоплодной 28...49 мкм. Микроспоры нелопастные, имеют по 3 резко оконтуренные борозды, которые у соседних в тетраде микроспор расположены одна против другой, длина борозды составляет менее 1/3 диаметра микроспоры. Поверхность оболочки микроспор гладкая, около борозд незначительно утолщена.

Цветки клюквы собраны в открытое моноподиальное соцветие в виде короткой кисти. Они находятся на цветоножках, которые выходят из пазух прицветничков, расположенных на главной оси соцветия, длина последней у клюквы болотной около 1 см, у мелкоплодной 0,2 и у крупноплодной 2 см. Конус нарастания оси соцветия у клюквы первых двух видов обычно рано прекращает свою деятельность, а у крупноплодной развивается в побег, превращая соцветие в интеркалярную кисть. Подобное явление иногда наблюдается и у клюквы болотной. В зависимости от условий развития в кисти формируется от 1 до 10 цветков у клюквы болотной, до 3 у мелкоплодной и до 15 у крупноплодной. По данным Н.Ю. Егоровой, Т.Л. Егошиной (2016) в естественных популяциях среднетаёжной подзоны Кировской области у клюквы болотной число цветков в кисти варьирует от 1 до 7 шт. В Канаде у культивируемой клюквы крупноплодной 5...7 цветков (Brown, McNeil, 2006).

По нашим данным, у клюквы мелкоплодной бывают 4-камерные ягоды, их масса 0,2...0,4 г, у клюквы болотной бывают 3-х, 5-ти и 6-камерные ягоды, их масса 0,2...1,5 г, а у клюквы крупноплодной ягоды имеют 4...5 семенных камер, их масса 0,6...2,8 г. У клюквы болотной ягоды часто покрыты восковым налётом, который иногда бывает лишь в верхней части, в области чашечки. Изредка восковой налёт отсутствует. Оболочка ягоды покрыта кутикулой, толщина которой у клюквы болотной составляет 5..9 мкм и у крупноплодной 9,9...13,7 мкм. Эпидерма плода состоит из слоя мелких клеток без определённого порядка, который является переходным к ткани мякоти плода. Эпидерма содержит антоциан. Мякоть плода сочная, кислая, светло-красная; незрелые ягоды имеют беловатую окраску, по мере созревания краснеют, начиная со стороны, обращённой к солнцу. К моменту наступления полной зрелости ягоды приобретают окраску, свойственную данному виду или форме, также

как у сортов клюквы крупноплодной (Курлович, 2014). В ягодах формируются нормально развитые и щуплые (образуются из неоплодотворённых семяпочек) семена. Число нормальных семян у клюквы болотной до 20 шт. (в среднем 6...8), мелкоплодной до 31 шт. (в среднем 8...10), крупноплодной около 10 шт. Средний размер одного семени и масса 1000 семян клюквы болотной $2,2 \times 1,0$ мм и 600...800 мг, мелкоплодной $1,7 \times 0,7$ мм и 170...240 мг; у крупноплодной семена немногого шире, чем к клюквы болотной, средняя масса 1000 семян – 1,1 г. Кожура семян прочная, состоит из 2...3 толстостенных клеток бурой окраски; клетки эндосперма с тонкими стенками и содержат, кроме белка, многочисленные капли масла. Зародыш линейный, расчленённый.

Наиболее перспективным направлением селекции клюквы является отдалённая гибридизация в различных межсортовых, межвидовых и межродовых комбинациях скрещиваний. В качестве примера можно привести межродовые гибриды, полученные в Латвии A. Ripa, B. Audriņa: в 1996 году был выведен сорт 'Salaspils Agrās', в 1996 году – сорт 'Dīzbrūklene', а в 2006 году 'Tina' – полученные от скрещивания *Vaccinium vitis-ideae* L. с сортом крупноплодной клюквы 'Franklin' (Ripa, Audriņa, 2009).

Для создания межвидовых и межродовых гибридов клюквы необходимо выравнивание числа хромосом. Работа по получению полиплоидных сортов клюквы с использованием колхицина начались ещё в 1940-х гг. (Chandler et al., 1947a, Chandler et al., 1947b; Lehmushovi et al., 1993), однако, полиплоидных сортов клюквы крупноплодной до сих пор не зарегистрировано.

В США в большинстве современных посадок клюквы крупноплодной используется сорт 'Stevens' – гибрид двух природных сортов, выведенный в 1950 г., но получивший широкое распространение только в 1980-х гг. 'Stevens' и другие гибриды, такие как 'Pilgrim', дают высокую урожайность по сравнению с сортами, полученными на основе природных отборных форм, но всё ещё имеют потенциал для улучшения. Генетическое улучшение идёт в трёх направлениях: традиционная диплоидная селекция для улучшения качества плодов и урожайности (Hancock et al., 2008; Diaz-Garcia et al., 2019); устойчивости к гербицидам; полиплоидия для потенциального повышения урожайности за счёт лучшего завязывания и увеличения размера плодов (Edger et al., 2022).

В работе Zeldin и McCown (2002) завязывание плодов у полиплоидов варьировало в пределах от 0...94% при перекрёстном опылении. Завязывание семян варьировало от 0 до 12 семян на ягоду. Некоторые полиплоидные растения имели плоды размером вдвое больше, чем обычно наблюдаемые у диплоидных растений в теплице – 3,3 г против 1,6 г. Плоды от самоопыления имели меньший размер и меньшее количество завязавшихся семян, чем плоды при перекрёстном опылении. Всхожесть семян была в пределах от 0 до 90%.

Исследование полиплоидии у клюквы указывает на возможность выведения новых гибридных сортов, отличающихся высоким процентом завязывания плодов и увеличенными размерами ягод (McCown, Zeldin, 2005). Оценка эффективности опыления полиплоидов клюквы диплоидами и анализ опыления играют ключевую роль в планировании расширения производства на промышленных плантациях (Zeldin, McCown, 2003; Yocca, et al., 2023).

По данным О.В. Морозова с соавторами (2009) тетраплоидный набор хромосом *V. macrocarpon* приводит к резкому снижению фертильности женского гаметофита в 2 раза по сравнению с диплоидным видовым аналогом, низкой всхожести семян в 11 раз (3% у тетраплоидной, 34% у диплоидной клюквы), несмотря на хорошо выполненные семена с увеличением их весовых показателей в 1,6% раза и морфометрических показателей в 1,4% раза. У 69,2% семян полиплоидной клюквы крупноплодной зародыш и эндосperm

характеризуется более крупными размерами по сравнению с диплоидной клюквой, а у одной трети семян эндосперм и зародыш отсутствует.

Растения полученные из семян клюквы с удвоенным набором хромосом показали хороший рост и развитие: увеличенный размер листовой пластинки и утолщённые побеги. Из этих особей возможно будет отобрать экземпляры с более высокой фертильностью женского гаметофита.

По мнению О.В. Морозова и соавторов (2009) шансы для получения высокофертильной полиплоидной *V. macrocarpon* незначительны. Необходимо более тщательно подходить к вопросу подбора родительских пар и многократно увеличить объём скрещиваний, более чем в 20 раз по сравнению с аналогичным подбором пар диплоидной клюквы.

Задачей наших исследований было изучение изменчивости цитологических и морфологических признаков клюквы разного эколого-географического происхождения, оценка адаптивного потенциала и перспектив использования в селекции.

Материал и методы

Исследования выполнены 1983...2023 гг. Обследовались болота Западной Сибири – Иксинское и Бакчарское болота в Бокчарском р-не Томской обл., болото Закролятник в Колыванском р-не Новосибирской обл.; Карелии – болото Сегежское в Олонецком р-не, болото Лебяжье, Заповедное, Шомбошу в Кемском р-не, болото Круглое в Беломорском р-не; Ленинградской области – болото Нестерково, Слудицы, Оредеж; Эстонии – болото Нигула и Килинги-Нымме; Латвии – болото Калнциемс; Литвы – болото Чяпкляй. Кроме того, изучались образцы клюквы, полученные по делектусам. Для цитологических исследований было изучено 420 образцов *V. oxycoccus*, 28 образцов *V. microcarpum* и 8 образцов *V. macrocarpon* (таблица 1s)

При проведении цитологических исследований подсчёт хромосом проводили по разработанной нами методике (Горбунов и др., 1993; Красников, 2016). Для подсчёта хромосом фиксировали по 5...10 корешков проростков семян или апексов молодых побегов исследуемых образцов клюквы. Проростки обрабатывали в течении 2 часов 0,05% раствором колхицина, далее в течении 2 часов 0,03% раствором 8-оксихинолина. Затем проростки промывали дистиллированной водой и фиксировали 18 часов в уксуснокислом спирте (3 : 1). Далее проростки промывали и фиксировали в 70% этаноле. Для приготовления препаратов проростки промывали в дистиллированной воде, сушили фильтровальной бумагой и обрабатывали 4% раствором железоаммонийных квасцов в течении 10...15 минут. Далее проростки доводили до кипения в растворе гематоксилина, подсушивали и переносили на предметное стекло в смесь 2 : 1 (80% хлоралгидрата и 45% уксусной кислоты). Лезвием обрезали кончики корешков и раздавливали их в капле хлоралгидрата между покровным и предметным стеклами. Для приготовления препаратов из молодых листочков использовали верхушку побегов длиной 0,5...1,0 см. Фиксировали также, как и корешки. Для мацерации использовали 10% раствор пектинов в течении 8 часов или раствор 1Н соляной кислоты в течении 20 минут. В остальном методика была аналогична, как и в случае корешков. Подсчёт хромосом проводили с помощью: микроскопа МБИ-3 при увеличении 90 × 1,30 для фотографирования применялся фотоаппарат «Зенит», а также «Carl Zeiss» Axiolab при увеличении 100 × 10 и автоматическая фотонасадка MS 80dx.

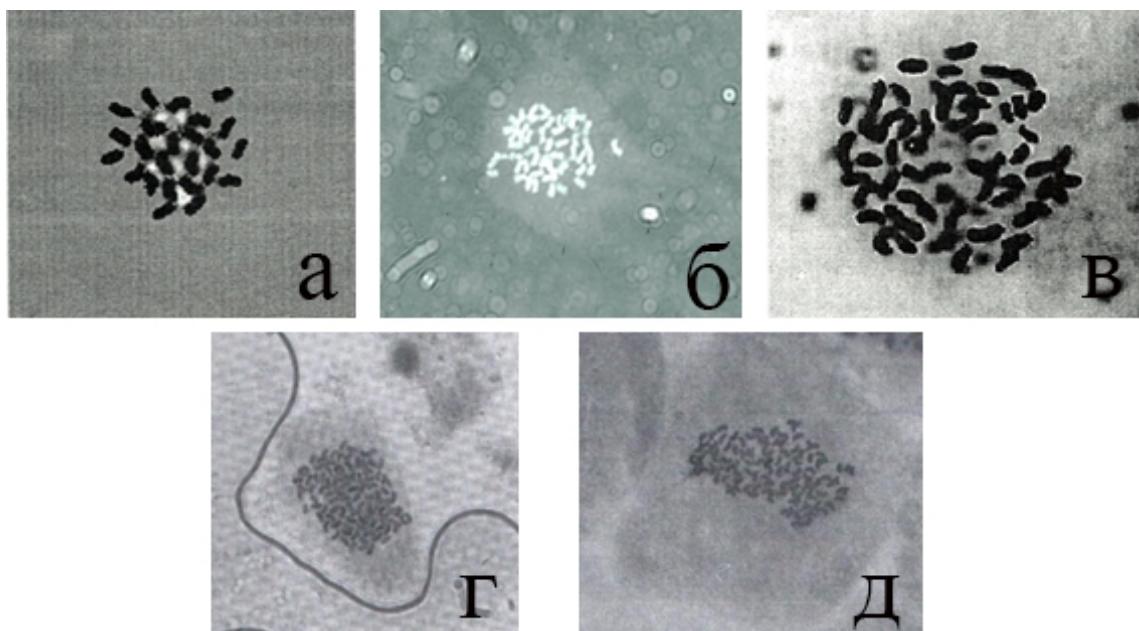
Для морфометрической характеристики образцов в природных популяциях изучали: число, длину стелющихся и прямостоячих побегов текущего года; число, длину и ширину листьев на каждом типе побегов; длину междуузлий; длину и ширину бутонов; число цветков в соцветии и диаметр цветков; массу, диаметр плодов и длину плодов от плодоножки к

чашечке; число семенных камер, семяпочек и семян в ягоде; длину и ширину семени, а также массу 20 семян. Рассчитывали индексы: отношение длины бутона к его ширине; отношение длины цветка к его ширине; отношение длины семени к его ширине. Измерение морфологических признаков проводили в 20-кратной повторности методом прямого морфометрического анализа с использованием механических средств: линейка с точностью до 1 мм (ГОСТ 17435-72), аналитические весы ВЛА-200г-М и электронные весы «Adventure QHAUS RV153». Статистическую обработку результатов исследований проводили по общепринятым методикам (Доспехов, 1985) и при помощи пакета Microsoft Excel 2014.

Результаты и обсуждение

При проведении исследований цитологической изменчивости *V. oxycoccos* на территории 15 регионов бывшего СССР, США и Германии выявлены комплексы рас (рисунок 4, приложение 1с) разного уровня полидности – три- ($2n = 36$), тетра- ($2n = 48$), пента- ($2n = 60$), гексаплоиды ($2n = 72$), а также анеуплоиды ($2n = 54, 56, 64$) и миксоплоиды, что свидетельствует о гибридном происхождении этого вида. Гексаплоидная раса распространена наиболее широко и по морфологическим признакам более перспективна для интродукции и селекции. Формы этого вида имеют крупные ягоды с высоким содержанием биологически активных веществ.

Этот вид будет включён в селекционную программу для получения внутривидовых (межсортовых) гибридов, кандидатов в сибирские сорта. На Центрально-европейской лесной опытной станции таким способом получен сорт 'Вогулка', скрещиванием сорта 'Фомич' с сортом 'Дар Костромы'. А сорт 'Фомич' получен скрещиванием отборных форм *V. oxycoccos* из Эстонии и Карелии.



А – *V. microcarpum*, $2n = 2x = 24$ Томская обл., Иксинское верховое болото, грядово-мочажинный комплекс, грязь, 1983 г.; Б – *V. oxycoccos*, $2n = 4x = 48$, Кострома, Центрально-европейская лесная опытная станция, отборная форма № 14, 1987 г.; В – *V. oxycoccos*, $2n = 6x = 72$ Новосибирская обл., окрестности д. Юрковка, болото Закролятник, (V.o. Ю. № 1); Г – *V. oxycoccos*, $2n = 8x = 96$, Карелия, болото Лебяжье, 1984 г.; Д – *V. oxycoccos*, $2n = 9x = 108$, Карелия, болото Лебяжье, 1984 г.

Рисунок 4 – Метафазные пластинки

В Сибири таким способом можно получать перспективные сорта клюквы болотной скрещиванием дикорастущих отборных форм (особенно из Васюганья) между собой и с интродуцированными сортами и формами, особенно селекции Костромской станции.

В результате цитологических исследований нами установлено, что виды и образцы с меньшим числом хромосом (*V. microcarpum* и тетрапloidная *V. oxycoccus*) занимают более повышенные и более сухие элементы нанорельефа (вершины гряд, бугров, кочек), а с большим числом хромосом – более увлажнённые склоны повышений и мочажины. У клюквы анеуплоиды и миксоплоиды чаще встречались на северной, в Карелия, и южной, на Украине, границах ареала вида (таблица 1s).

В результате исследования морфологических признаков трёх видов клюквы (таблица 1) нами установлено, что стелющихся и прямостоячих побегов формируется больше на растениях разнохромосомных рас клюквы болотной. Стелющиеся побеги длиннее также у разнохромосомных рас клюквы болотной, а прямостоячие побеги длиннее у тетрапloidной клюквы болотной. Число листьев на стелющихся побегах больше на растениях клюквы крупноплодной, а число листьев на прямостоячих побегах больше у тетрапloidной клюквы болотной. Наибольшая длина и ширина листьев, а также длина междуузлий стелющихся и прямостоячих побегов были у растений разнохромосомных рас клюквы болотной. Наибольшей длиной плодов характеризовались ягоды тетрапloidной клюквы болотной. Диаметр и вытянутость ягоды (отношение длины плода к его ширине) и масса 1 ягоды были больше у растений разнохромосомных рас клюквы болотной. Число семенных камер плодов всех видов клюквы чаще всего составляло 4. Однако некоторые образцы тетрапloidной клюквы болотной из Карелии, Ленинградской области и Латвии (северная граница ареала клюквы) имели в ягоде от 3 до 6 камер. Образцы из Житомирской области Украины (южная граница ареала клюквы) имели в плодах 3...4 камеры. Наибольшая изменчивость по числу семенных камер в плодах отмечена у растений разнохромосомных рас клюквы болотной – 3...6, особенно на южной границе ареала клюквы – Житомирская область (3...6) и Гомельская область (4...6). Семяпочек и семян в ягоде больше формировалось у растений разнохромосомных рас клюквы болотной. Семена длиннее и шире также у этой группы растений. У них больше и масса семени.

По нашим данным, в соцветии клюквы болотной в зависимости от экологических условий формировалось обычно 1...3 цветка, редко 4...7, у клюквы мелкоплодной обычно 1, реже 2...3 цветка. По размеру бутонов и цветков разнохромосомные расы клюквы болотной близки к значениям клюквы крупноплодной и превышают значения клюквы мелкоплодной. Прослеживается закономерность, что размеры ягоды и отношение длины ягоды к её ширине у разнохромосомной клюквы на границах ареала приблизительно одинаковые: на северной границе ареала, в Карелии, длина ягоды $9,85 \pm 2,75$ мм и диаметр ягоды $9,64 \pm 2,53$ мм, отношение длины ягоды к её ширине $1,03 \pm 0,21$, а на южной границе ареала, на Украине, длина ягоды $9,86 \pm 2,71$ мм, диаметр ягоды $9,64 \pm 2,53$ мм, отношение длины ягоды к её ширине $1,03 \pm 0,21$. Примерно, такая же тенденция прослеживается и у клюквы мелкоплодной: на северной границе ареала, в Карелии, длина ягоды $7,56 \pm 1,22$ мм, диаметр ягоды $9,72 \pm 2,49$ мм, отношение длины ягоды к её ширине $1,03 \pm 0,21$, а на южной границе ареала, на Украине, длина ягоды $9,87 \pm 2,68$ мм, диаметр ягоды $9,70 \pm 2,49$ мм, отношение длины ягоды к её ширине $0,91 \pm 0,09$. Масса 1 ягоды больше у разнохромосомной расы клюквы болотной.

В природных популяциях существует большое генетическое и фенотипическое разнообразие клюквы (Česonienė et. al., 2013).

Таблица 1 – Морфологические признаки клюквы

Признак	<i>V. macrocarpon</i> Aiton (2n=24)	<i>V. microcarpum</i> (Turcz ex Rupr.) Schmaltz (2n=24)	<i>V. oxycoccus</i> L. (2n=48)	<i>V. oxycoccus</i> L. (разнохромосомные расы – полиплоиды, в т. ч. <i>V. hagerupii</i> Ahokas, анеуплоиды, миксоплоиды)
Число стелющихся побегов на растении, шт	от 1,00±0,00 до 3,00±0,00	от 1,00±0,00 до 2,33±0,58	от 1,20±0,56 до 1,22±0,44	от 1,00±0,00 до 2,50±1,00
Число прямостоячих побегов на растении, шт	от 3,00±1,22 до 3,67±1,63	от 1,61±0,86 до 3,46±1,75	от 2,16±1,26 до 2,73±2,40	от 1,00±0,63 до 5,00±1,00
Длина стелющихся побегов текущего года, см	от 5,15±2,20 до 54,69±1,97	от 8,62±2,80 до 11,13±4,19	от 1,57±0,82 до 20,57±14,92	от 2,71±1,30 до 25,58±19,03
Длина прямостоячих побегов текущего года, см	от 5,00±2,35 до 15,66±10,09	от 1,94±1,11 до 3,08±1,39	от 2,76±1,86 до 14,46±5,09	от 2,09±1,01 до 10,40±0,00
Число листьев на стелеющихся побеге, шт	от 18,33±4,62 до 32,50±4,51	от 9,00±0,00 до 19,00±4,62	от 4,45±2,14 до 21,03±8,74	от 13,00±4,24 до 29,50±2,12
Число листьев на прямостоячем побеге, шт	от 15,30±5,93 до 20,00±2,83	от 5,80±2,38 до 9,43±4,17	от 5,85±2,28 до 21,03±8,74	от 7,33±2,52 до 11,10±3,34
Длина листьев стелеющихся побегов, мм	от 7,38±1,51 до 8,41±1,95	от 2,84±0,75 до 4,04±1,15	от 4,45±2,42 до 19,56±9,75	от 6,23±1,35 до 9,91±1,69
Длина листьев прямостоячих побегов, мм	от 6,88±1,65 до 7,03±1,51	от 2,48±0,71 до 3,24±0,91	от 4,76±1,54 до 6,28±0,99	от 5,43±1,55 до 9,74±2,25
Ширина листьев стелеющихся побегов, мм	от 2,56±0,31 до 2,91±0,90	от 1,11±0,30 до 1,33±0,43	от 2,66±0,64 до 6,78±2,21	от 2,44±0,98 до 8,63±1,35
Ширина листьев прямостоячих побегов, мм	от 2,20±0,57 до 2,39±0,53	от 0,91±0,30 до 1,11±0,42	от 2,11±0,76 до 2,67±0,75	от 2,17±0,57 до 4,57±1,76
Длина междуузлий стелеющихся побегов, мм	от 3,47±1,72 до 5,83±3,24	от 3,20±1,06 до 4,10±2,12	от 2,90±0,61 до 5,74±2,88	от 3,03±1,66 до 7,79±3,77
Длина междуузлий прямостоячих побегов, мм	от 2,16±1,19 до 4,71±1,93	от 2,18±1,03 до 2,78±1,47	от 2,77±1,57 до 5,46±3,16	от 2,17±0,57 до 7,43±3,25
Длина бутона, мм	-	5,75±0,46	-	от 5,19±0,37 до 6,68±0,62
Число цветков в соцветии, шт	2...5	1...3	2...6	1...7
Ширина бутона, мм	-	2,19±0,26	-	от 2,38±0,23 до 6,17±0,78
Отношение длины бутона к его ширине	-	-	-	2,17±0,00
Длина цветка, мм	6...10	4,0...5,0		от 9,73±1,09 до 10,08±1,00
Ширина цветка, мм	2,5...3,0	2,0...3,0		6,15±1,26
Отношение длины цветка к его ширине	-	-	-	от 1,57±0,31 до 1,65±0,42
Длина плодов, от плодоножки к чашечке, мм	от 9,81±2,66 до 9,84±2,69	от 7,56±1,22 до 9,87±2,69	от 9,78±1,06 до 10,75±8,74	от 9,25±1,11 до 9,86±2,71
Диаметр плодов, мм	от 9,65±2,47 до 13,80±0,89	от 7,00±0,00 до 9,86±2,69	от 9,68±2,50 до 9,88±2,70	от 9,27±2,52 до 10,30±0,21
Отношение длины плода к его диаметру	от 0,90±0,08 до 1,19±0,09	от 0,91±0,09 до 1,14±0,00	от 0,93±0,15 до 1,11±0,16	от 0,72±0,04 до 1,56±0,13
Масса 1 ягоды, г	от 0,80±0,19 до 1,30±0,43	от 0,14±0,05 до 0,26±0,21	от 0,40±0,00 до 1,00±0,00	от 0,42±0,00 до 1,44±0,00
Число семенных камер, шт	от 4,00±0,00 до 4,05±0,39	от 4,00±0,00 до 4,00±0,00	от 4,00±0,00 до 4,58±0,79	от 4,00±0,00 до 4,40±0,50
Число семяпочек в ягоде, шт	от 17,40±5,68 до 30,70±5,59	от 7,00±0,82 до 26,00±0,00	от 6,21±3,04 до 18,03±10,63	от 6,45±4,37 до 27,00±9,24
Число семян в ягоде, шт	от 7,51±4,22 до 25,08±8,57	от 3,00±0,00 до 8,80±4,88	от 4,78±3,63 до 14,00±2,58	от 4,50±2,48 19,86±3,48
Длина семени, мм	от 2,02±0,13 до 2,53±0,20	от 1,42±0,26 до 1,76±0,21	от 1,69±0,11 до 2,39±0,19	от 1,06±0,10 до 2,85±0,21
Ширина семени, мм	от 1,07±0,10 до 1,58±0,15	от 0,64±0,10 до 1,56±0,18	от 0,81±0,05 до 1,16±0,25	от 1,02±0,07 до 1,39±0,15
Отношение длины семени к его ширине	от 1,54±0,13 до 1,84±0,17	от 1,97±0,22 до 2,37±0,20	от 1,04±0,14 до 2,33±0,22	от 1,77±0,20 до 2,88±0,25
Масса 20 семян, мг	от 17,96±0,48 до 39,74±3,42	от 3,90±0,24 до 13,10±0,00	от 10,96±0,63 до 24,98±1,35	от 11,25±0,58 до 36,00±0,00

Выдающиеся по хозяйственным признакам отборные формы могут быть использованы для селекции новых генотипов с комплексом ценных признаков и различными адаптивными возможностями для конкретных регионов, различающихся по эколого-географическим условиям. Для ускоренной селекции таких генотипов необходимо использовать как классические, так и современные методы биотехнологии и молекулярной биологии. Однако, разработка методов по генетическому редактированию клюквы пока ещё находится на относительно низком уровне. Большее значение в современной селекции клюквы оказали методы биотехнологии. Небольшой размер растения и относительно короткий цикл размножения (примерно 3 года «от семени до семени», а с методами биотехнологии всего 1 год) потенциально позволяет использовать клюкву как удобный модельный объект для изучения биологических особенностей плодовых культур умеренного климата в условиях *in vitro* (Serres et al., 1994).

По нашему мнению, в Сибири с коротким вегетационным периодом, недостаточным количеством тепла летом и суровой зимой, целесообразно создавать отдалённые гибриды в первую очередь аборигенной клюквы болотной *V. oxycoccus* с североамериканской клюквой крупноплодной *V. macrocarpon*, а также с брусникой обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и другими видами брусничных. По сравнению с клюквой крупноплодной, клюква болотная более зимостойкая, имеет плотные и вкусные ягоды, вегетационный период её короче. Но клюква крупноплодная более урожайна, формирует мощные растения, с крупными ягодами, которые расположены на прямостоячих побегах, а не лежат на поверхности субстрата.

Перспективны также и внутривидовые (межсортовые) скрещивания (Горбунов, 2013). В гибридных комбинациях между аборигенными отборными формами и сортами *V. oxycoccus*, а также в межсортовых комбинациях с участием *V. macrocarpon* и её гибридов мы ожидаем получить генотипы устойчивые к болезням, вредителям, абиотическим стрессам (адаптация к почвам с высоким pH, засуха, заморозки, морозостойкость), сочетающие хозяйственно ценные характеристики плодов (окраска, размер, содержание БАВ и др.), и более раннего и дружного созревания плодов. Это особенно важно в северных регионах в условиях меняющегося климата.

На текущий момент нами проведена межсортовая гибридизация между перспективными для Сибири интродуцентами *V. macrocarpon* в комбинациях скрещиваний – ‘Bergman’ × ‘Pilgrim’ и ‘Ben Lear’ × ‘Bergman’, ‘Ben Lear’ × ‘Pilgrim’, ‘Pilgrim’ × ‘Bergman’, ‘Pilgrim’ × ‘Ben Lear’ и разработана системы *in vitro* микроразмножения этих гибридов (Эрст и др., 2023).

Семена, полученные от генетически разнородных и гетерозиготных видов, селекционных образцов и инbredных скрещиваний, часто слабые и демонстрируют плохую всхожесть. Частично фертильные скрещивания, дающие мало семян в плоде, часто терпят неудачу из-за недоразвития плодов. По этим и другим причинам *in vitro* является инструментом для спасения эмбрионов полезных для селекционера, что ускоряет цикл размножения и массовое получение новых межвидовых и межродовых гибридов брусничных. Проращивание семян в культуре *in vitro* в первую очередь позволяет преодолевать негативное влияние различных факторов на всхожесть семян и жизнеспособность проростков на начальных этапах развития, сохранять и быстро размножать уникальный генетический материал.

В наших исследованиях всхожесть семян гибридов в культуре *in vitro* составила от 35,29 до 80,00%. В качестве фиторегулятора эффективным оказался 2-изопентиладенин в концентрации до 10 мкМ при pH питательной среды в диапазоне 4,5...7,5. В условиях адаптации *ex vitro* в сфагновом мхе жизнеспособность растений составила 86,0...93,0%. Таким образом применение методов *in vitro* является эффективным подходом и может

применяться в программах получения межсортовых гибридов *V. macrocarpon* (Эрст и др., 2023).

В дальнейшем необходимо сосредоточить внимание на применении молекулярно-генетического анализа для предварительной селекции и подтверждения стабильности регенерантов, а также разработать модели *in vitro* оценки устойчивости генотипов к неблагоприятным факторам. Методы биотехнологии позволяют нивелировать вторичные факторы, изучать влияние стрессов на различные физиологические процессы, селектировать перспективные клонны в контролируемых условиях, что дает возможность ускоренно создавать растения с новыми свойствами: устойчивыми к насекомым-вредителям и болезням, переносящие неблагоприятные почвенно-климатические условия, такие как засуха, засоленность и низкая кислотность почвы.

Заключение

Анализ цитологических и морфометрических данных подтвердил дифференциацию подрода *Oxycoccus* на три вида *V. oxycoccus*, *V. microcarpum* и *V. macrocarpon*. На территории России в естественных условиях произрастают только *V. oxycoccus* и *V. microcarpum*.

Выявлен комплекс цитологических рас *V. oxycoccus* разного уровня полидности ($2n = 36, 48, 60, 72$), а также анеуплоиды ($2n = 54, 56, 64$) и миксоплоиды, что свидетельствует о гибридном происхождении этого вида. Тетраплоидная раса ($2n = 48$) занимает более сухие вершины гряд, бугров и кочек. Другие расы, анеуплоиды и миксоплоиды занимают более увлажненные склоны повышений нанорельефа и мочажины.

Гексаплоидная раса ($2n = 72$) *V. oxycoccus* распространена наиболее широко на территории России и по морфологическим признакам плодов и содержанию биологически активных веществ более перспективна для использования в программе селекции сибирских сортов.

Большинство проанализированных образцы *V. microcarpum* характеризовались диплоидным ($2n = 24$) набором хромосом, за исключением нескольких тетраплоидных образцов ($2n = 48$), которые были обнаружены в Томской, Новосибирской областях и в Ханты-Мансийском Автономном Округе. Аналогичные генотипы были обнаружены Н. Ahokas (1996) в Финляндии. Эти тетраплоидные генотипы произрастают на грядово-мочажинных комплексах с крупными мочажинами. В то время как диплоидные генотипы распространены как в комплексах с крупными, так и мелкими мочажинами. На данный момент *V. microcarpum* не представляет интереса в селекции в Сибири.

Все проанализированные образцы *V. macrocarpon* характеризовались диплоидным ($2n = 24$) набором хромосом. В России в естественных условиях этот североамериканский вид не произрастает. В селекции клюквы в Сибири современные сорта *V. macrocarpon* представляют интерес как источники крупноплодности и высокой урожайности.

Установлено, что *V. microcarpum* по сравнению с *V. oxycoccus* и *V. macrocarpon* характеризуется меньшими размерами вегетативных и генеративных признаков, заостренными верхушками листьев, неопушеными цветоножками. Длина листа у *V. microcarpum* по сравнению с *V. oxycoccus* и *V. macrocarpon* меньше в 1,8...2,8 раза, ширина – в 2,4...5,0 раз, число цветков в соцветии – в 1,5...2,0 раза, число семян – в 1,5...2,8 раза, масса 20 семян – в 1,9...4,6 раза, масса 1 ягоды – в 3...6 раз. *V. macrocarpon* характеризуется тупыми верхушками листа, наличием листовидных прицветников, большими размерами всех морфологических признаков: число и длина стелющихся побегов больше в 1,5...4,0 раза, длина листьев стелющихся и прямостоячих побегов – в 1,5...2,0 раза, ширина листа – в 1,1...2,0 раза, число цветков – в 2 раза, число и масса

семян – в 2,5...3,0 раза, масса 1 ягоды – в 1,5...6,0 раз. *V. oxycoccos* отличается заострёнными верхушками листьев и характеризуются средними размерами вегетативных и генеративных признаков: длина прямостоячих побегов больше в 3 раза, длина стелющихся побегов – в 3,6 раза, ширина листьев – в 2,3 раза, число семян – в 1,6 раза, масса семян – в 2,3 раза, масса 1 ягоды – в 3,3 раза чем у *V. microcarpum*. Но меньше, чем у *V. macrocarpon*: длина прямостоячих побегов меньше в 1,4 раза, длина стелющихся побегов – в 3 раза, ширина листьев – в 1,1 раза, число семян – в 1,7 раза, масса семян – в 1,6 раза, масса 1 ягоды – в 1,7 раза соответственно.

Применение методов *in vitro* является эффективным инструментом для спасения гибридогенных эмбрионов, ускоренного и массового размножения уникального селекционного материала, предварительной селекции и моделирования устойчивости генотипов к неблагоприятным факторам.

Наиболее перспективным направлением селекции клюквы в условиях Сибири является внутривидовая (межсортовая) гибридизация аборигенной *V. oxycoccos*, а также межвидовая этого вида с североамериканской *V. macrocarpon* и другими видами брусничных.

Благодарности

При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекция живых растений в открытом и закрытом грунте» УНУ № USU 440534.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания ЦСБС СО РАН по проекту ААА-А21-121011290027-6 «Теоретические и прикладные аспекты изучения генофондов природных популяций растений и сохранения растительного разнообразия вне типичной среды обитания (*ex situ*)».

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Беляев И.М. Клюква обыкновенная – *Oxycoccus palustris* Pers. // Записки Ленинградского плодовоощного института (ЛПОИ). 1938. 3. 125-181.
2. Горбунов А.Б., Василюк Л.Н., Богуславская Л.С. Методика приготовления препаратов клюквы, пригодных для подсчёта числа хромосом // Цитология. 1993. 35, 1. 105-109.
3. Горбунов А.Б., Симагин В.С., Фотев Ю.В., Боярских И.Г., Снакина Т.И., Локтева А.В., Асбаганов С.В., Белоусова В.П. Клюква. // Интродукция нетрадиционных плодовых, ягодных и овощных растений в Западной Сибири. Новосибирск: Гео, 2013. 86-108. <https://elibrary.ru/item.asp?id=25387362>
4. Донских В.Г., Аниськина Т.С., Наконечная Д.В., Симахин М.В., Крючкова В.А. Изменчивость дикорастущей клюквы болотной (*Vaccinium oxycoccos* L.) в условиях Московской области // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2023. 9. 76-80. <https://www.elibrary.ru/qmifli>
5. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 351.
6. Егорова Н.Ю., Егошина Т.Л. Характеристика компонентов продуктивности клюквы болотной в болотных сообществах средней тайги // Известия Самарского научного центра РАН. 2016.18, 2-2. 360-363. <https://www.elibrary.ru/urzrgz>

7. Красников А.А. Центр коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ЦСБС СО РАН: справочное пособие. Новосибирск: «Гео», 2016. 47.
8. Курлович, Т.В. Продуктивность и морфологические особенности плодов сортовой клюквы крупноплодной // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2014. 3-3. 58-62. <https://www.elibrary.ru/tcrrnv>
9. Ленковец Т.И. Морфологические особенности цветков разных сортов клюквы крупноплодной, интродуцированных в Беларусь. // Плодоводство. 2018. 30. 197-201. <https://www.elibrary.ru/npwzvs>
10. Морозов О.В. Влияние полиплоидизации на фертильность женского гаметофита клюквы крупноплодной (*Oxycoccus macrocarpus* pursh.) // Проблемы лесоведения и лесоводства: сборник научных трудов. Гомель: Институт леса НАН Беларусь. 2009. 69. 582-594 <https://elib.belstu.by/handle/123456789/47500>
11. Черкасов А.Ф. Клюква на садовых участках. Издательско-полиграфическое предприятие «Кострома», 2001, 72.
12. Черкасов А.Ф., Буткус В.Ф., Горбунов А.Б. Клюква. М.: Лесная промышленность. 1981. 214. <https://djvu.online/file/G69f2Oxl4eUPY?ysclid=memi764ucg338572109>
13. Эрст А.А., Горбунов А.Б., Титов Е.В. Особенности размножения гибридов клюквы крупноплодной (*Oxycoccus macrocarpus*) в культуре *in vitro* // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2023. 53, 10. 23–30. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2023-10-3>
14. Ahokas H. Cytology of hexaploid cranberry with special reference to chromosomal fibres // Hereditas, 1971. 68. 123-136. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1971.tb02391.x>
15. Ahokas H. Is the poliploid cranberry (*Vaccinium* sp.) in Finland tetraploid or hexaploid? // Nordic Journal of Botany. 1996. 16, 2. 185-189. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1996.tb00956.x>
16. Bobis O., Nayik G.A., Wagay J.A., Farooq U., Zehra A., Nanda V. Cranberry. // Antioxidants in Fruits: Properties and Health Benefits. / In: Nayik G.A., Gull A. (eds). Springer. Singapore. 2020. 479-505. https://doi.org/10.1007/978-981-15-7285-2_25
17. Brown A.O., McNeil J.N. Fruit production in cranberry (Ericaceae: *Vaccinium macrocarpon*): a bet-hedging strategy to optimize reproductive effort // American Journal of Botany. 2006. 93, 6. 910-916. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.6.910>
18. Camp W.H. A preliminary consideration of biosystematy of *Oxycoccus* // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1944. 71, 4. 426-437. <https://doi.org/10.2307/2481315>
19. Česonienė L., Daubaras R., Paulauskas A., Žukauskienė J., Zych M. Morphological and genetic diversity of European cranberry (*Vaccinium oxycoccos* L., Ericaceae) clones in Lithuanian reserves // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2013. 82, 3. 211-217. <https://doi.org/10.5586/asbp.2013.026>
20. Chandler F.B., Wilcox R.B., Bergman H.F., Dermen H. Cranberry Breeding Investigation of the U.S.D.A. Cranberries // The National Cranberry Magazine. 1947a. 12, 1. 6-9.
21. Chandler F.B., Wilcox R.B., Bergman H.F., Dermen H. Cranberry Breeding Investigation of the U.S.D.A. Cranberries. // The National Cranberry Magazine. 1947b. 12. 2. 6-10.
22. Chepinoga V.V., Barkalov V.Yu., Ebel A.L., Knyazev M.S., Baikov K.S., Bobrov A.A., Chkalov A.V., Doronkin V.M., Efimov P.G., Friesen N.V., German D.A., Gontcharov A.A., Grabovskaya-Borodina A.E., Gureyeva I.I., Ivanenko Y.A., Kechaykin A.A., Korobkov A.A., Korolyuk E.A., Kosachev P.A., Kupriyanov A.N., Luferov A.N., Melnikov D.G., Mikhailova M.A., Nikiforova O.D., Orlova L.V., Ovchinnikova S.V., Pinzhenina E.A., Poliakova T.A., Shekhovstsova I.N., Troshkina V.I., Tupitsyna N.N., Vasjukov V.M., Vlasova N.V., Verkhozina A.V., Anenkhonov O.A., Efremov A.N., Glazunov V.A., Khoreva M.G., Kiseleva T.I., Krestov P.V., Kryukova M.V.,

- Kuzmin I.V., Lashchinskiy N.N., Pospelov I.N., Pospelova E.B., Zolotareva N.V., Sennikov A.N. Checklist of vascular plants of Asian Russia // Botanica Pacifica. 2024. 13. 3-310. <https://doi.org/10.17581/bp.2024.13S01>
23. Diaz-Garcia L., Rodriguez-Bonilla L., Phillips M., Lopez-Hernandez A., Grygleski E., Atucha A. Comprehensive analysis of the internal structure and firmness in American cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) fruit. PLoS ONE. 2019. 14, 9. e0222451. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222451>
24. Edger P.P., Iorizzo M., Bassil N.V., Benevenuto J., Ferrão L.F., Giongo L., Hummer K., Lawas L.M., Leisner C.P., Li C., Munoz P.R., Ashrafi H., Atucha A., Babiker E.M., Canales E., Chagné D., DeVetter L., Ehlenfeldt M., Espley R.V., Gallardo K., Günther C.S., Hardigan M., Hulse-Kemp A.M., Jacobs McK., Lila M.A., Luby C., Main D., Mengist M.F., Owens G.L., Perkins-Veazie P., Polashock J., Pottoroff M., Rowland L.J., Sims C.A., Song G-q., Spencer J., Vorsa N., Yocca A.E., Zalapa J. There and back again; historical perspective and future directions for *Vaccinium* breeding and research studies // Horticulture Research. 2022. 9. uhac083. <https://doi.org/10.1093/hr/uhac083>
25. Gorbunov A.B., Luzyanina O. Chromosome numbers of *Vacciniaceae* species in CSBG // Problems of rational utilization and reproduction of berry plants in boreal forests on the eve of the XXI century. 2000. 146-150.
26. Gorbunov A.B. Introduction and breeding of *Vacciniaceae* in Siberia // Acta Horticulturae. 1993. 346. 103-106. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1993.346.13>
27. Gorbunov A.B. Introduction and Breeding of *Vaccinium* and *Oxycoccus* Species in Siberia // Journal of Small Fruit & Viticulture. 1992. 1, 2. 55-66. https://doi.org/10.1300/J065v01n02_07
28. Hancock J., Lyrene P., Finn C., Vorsa N., Lobos G. Blueberries and cranberries // Temperate fruit crop breeding / J.F. Hancock Ed. Dordrecht: Springer, 2008. 115-150. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6907-9_4
29. Lehmushovi A., Hokkanen H., Hiirsalmi H. Cranberry breeding in Finland // Acta Horticulturae. 1993. 346. 322-326 <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1993.346.44>
30. McCown B.H., Zeldin E.L. Ericaceae. *Vaccinium* spp. Cranberry // Biotechnology of fruit and nut crops / R.E. Litz (Ed.). Wallingford: CAB International, 2005. 247-263. <https://doi.org/10.1079/9780851996622.0247>
31. Ravanko O. The taxonomic value of morphological and cytological characteristics in *Oxycoccus* (subgenus of *Vaccinium*, *Ericaceae*) species in Finland // Annales Botanici Fennici. 1990. 27, 3. 235-239. <http://www.jstor.org/stable/23725362>.
32. Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers // New Phytologist. 2015. 206, 1. 19-26. <https://doi.org/10.1111/nph.13191>
33. Ripa A., Audriņa B. Rabbiteye blueberry, American cranberry and lingonberry breeding in Latvia // Latvian Journal of Agronomy – Agronomija Vestis. 2009. 12. 93-98. <https://llufb.llu.lv/conference/agrvestis/content/n12/Latvia-Agronomijas-Vestis-12-2009-93-98.pdf>
34. Serres R.A., McCown B.H., Zeldin E.L., Stang E.J., McCabe, D.M. Applications of biotechnology to cranberry: a model for fruit crop improvement. // Acta Horticulturae. 1994. 345. 149-156. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1993.345.20>
35. Suda J., Lysák M.A. A taxonomic study of the *Vaccinium* sect. *Oxycoccus* (Hill) W.D.J. Koch (*Ericaceae*) in Czech Republic and adjacent territories // Folia Geobotanica. 2001. 36. 303-320. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02803183>

36. Vander Kloet S.P. The taxonomy of *Vaccinium* & *Oxycoccus* // Rhodora. 1983. 85, 841. 1-43. <https://doi.org/10.5281/zenodo.16659007>
37. Vander Kloet S.P. The Genus *Vaccinium* in North America // Agriculture Canada. 1988. 1828. 201.
38. Yocca A.E., Platts A., Alger E., Teresi S., Mengist M.F., Benevenuto J., Ferrão L.F.V., Jacobs McK., Babinski M., Magallanes-Lundback M., Bayer P., Golicz A., Humann J.L., Main D., Espley R.V., Chagné D., Albert N.W., Montanari S., Vorsa N., Polashock J., Díaz-Garcia L., Zalapa J., Bassil N.V., Munoz P.R., Iorizzo M., Edger P.P. Blueberry and cranberry pangenomes as a resource for future genetic studies and breeding efforts // Horticulture Research. 2023. 10, 11. uhad202. <https://doi.org/10.1093/hr/uhad202>
39. Zeldin E.L., McCown B.H. Application of Polyploidy to Cranberry Breeding and Biotechnology // Acta Horticulturae. 2003. 626. 133-139. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2003.626.18>
40. Zeldin E.L., McCown B.H. Towards the development of a highly fertile polyploid cranberry // Acta Horticulturae. 2002. 574. 175–180. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2002.574.26>

References

1. Belyaev, I.M. (1983). Common cranberry – *Oxycoccus palustris* Pers. *Notes of the Leningrad Fruit and Vegetable Institute (LPOI)*, 3, 125-181. (In Russian).
2. Gorbunov, A.B., Vasilyuk, L.N., & Boguslavskaya, L.S. (1993). Methodology for preparing cranberry preparations suitable for chromosome counting. *Tsitologiya*. 35(1), 105-109. (In Russian).
3. Gorbunov, A.B., Simagin, V.S., Fotev, Yu.V., Boyarskikh, I.G., Snakina, T.I., Lokteva, A.V., Asbaganov, S.V., Belousova, V.P. (2013). Cranberry. In *Introduction of Non-Traditional Fruit, Berry and Vegetable Plants in Western Siberia* (pp. 86-108). Geo. <https://elibrary.ru/item.asp?id=25387362> (In Russian).
4. Donskikh, V.G., Aniskina, T.S., Nakonechnaya, D.V., Simakhin, M.V., & Kryuchkova, V.A. (2023). Variability of wild swamp cranberry (*Vaccinium oxycoccus* L.) under conditions of the Moscow region. *Bulletin of the Kursk State Agricultural Academy*, 9, 76-80. <https://www.elibrary.ru/qmifli> (In Russian, English abstract).
5. Dospekhov, B.A. (1985). *Field Experiment Methodology*. Agropromizdat. (In Russian).
6. Egorova, N.Yu., & Egoshina, T.L. (2016). Characteristic of productivity components of european cranberry in swamp communities of middle taiga. *Bulletin of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 18(2-2), 360-363. <https://www.elibrary.ru/urzrgz> (In Russian, English abstract).
7. Krasnikov, A.A. (2016). *Center for Collective Use of Microscopic Analysis of Biological Objects. Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences: a reference manual*. Geo. (In Russian).
8. Kurlovich, T.V. (2014). Productivity and morphological traits of commercial large cranberry fruits. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*, 3-3, 58-62. <https://www.elibrary.ru/tcrnv> (In Russian, English abstract).
9. Lenkovets, T.I. (2018). Morphological features of *Oxycoccus macrocarpus* flowers of various varieties introduced in Belarus. *Fruit Growing*, 30, 197-201. <https://www.elibrary.ru/npwzvs> (In Russian, English abstract).
10. Morozov, O.V. (2009). Effect of polyploidization on the fertility of the female gametophyte of large-fruited cranberry (*Oxycoccus macrocarpus* pursh.). In *Problems of Forest Science and Silviculture: Collection of scientific papers* (pp. 582-594). Institute of Forest of the NAS of Belarus. <https://elib.belstu.by/handle/123456789/47500> (In Russian).
11. Cherkasov, A.F. (2001). *Cranberries in Garden Plots*. Kostroma. (In Russian).

- 12.Cherkasov, A.F., Butkus, V.F., & Gorbunov, A.B. (1981). *Cranberries. Lesnaya Promyshlennost.* <https://djvu.online/file/G69f2OxI4eUPY?ysclid=memi764ucg338572109> (In Russian).
- 13.Erst, A.A., Gorbunov, A.B., & Titov, E.V. (2023). Features of large cranberry (*Oxycoccus macrocarpus*) hybrids propagation in *in vitro* culture. *Siberian Herald of Agricultural Science*, 53(10), 23-30. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2023-10-3> (In Russian, English abstract).
- 14.Ahokas, H. (1971). Cytology of hexaploid cranberry with special reference to chromosomal fibres. *Hereditas*, 68, 123-136. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1971.tb02391.x>
- 15.Ahokas, H. (1996). Is the poliploid cranberry (*Vaccinium* sp.) in Finland tetraploid or hexaploid? *Nordic Journal of Botany*, 16(2), 185-189. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1996.tb00956.x>
- 16.Bobis, O., Nayik, G.A., Wagay, J.A., Farooq, U., Zehra, A., & Nanda, V. (2020). Cranberry. In Nayik G.A., Gull A. (Eds). *Antioxidants in Fruits: Properties and Health Benefits* (pp. 479-505). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-15-7285-2_25
- 17.Brown, A.O., McNeil, J.N. (2006). Fruit production in cranberry (Ericaceae: *Vaccinium macrocarpon*): a bet-hedging strategy to optimize reproductive effort. *American Journal of Botany*, 93(6), 910-916. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.6.910>
- 18.Camp, W.H. (1944). A preliminary consideration of biosystematy of *Oxycoccus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 71(4), 426-437. <https://doi.org/10.2307/2481315>
- 19.Česonienė, L., Daubaras, R., Paulauskas, A., Žukauskienė, J., & Zych, M. (2013). Morphological and genetic diversity of European cranberry (*Vaccinium oxycoccos* L., Ericaceae) clones in Lithuanian reserves. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 82(3), 211-217. <https://doi.org/10.5586/asbp.2013.026>
- 20.Chandler, F.B., Wilcox, R.B., Bergman, H.F., & Dermen, H. (1947a). Cranberry Breeding Investigation of the U.S.D.A. Cranberries. *The National Cranberry Magazine*, 12(1), 6-9.
- 21.Chandler, F.B., Wilcox, R.B., Bergman, H.F., & Dermen, H. (1947b). Cranberry Breeding Investigation of the U.S.D.A. Cranberries. *The National Cranberry Magazine*, 12(2), 6-10.
- 22.Chepinoga, V.V., Barkalov, V.Yu., Ebel, A.L., Knyazev, M.S., Baikov, K.S., Bobrov, A.A., Chkalov, A.V., Doronkin, V.M., Efimov, P.G., Friesen, N.V., German, D.A., Gontcharov, A.A., Grabovskaya-Borodina, A.E., Gureyeva, I.I., Ivanenko, Y.A., Kechaykin, A.A., Korobkov, A.A., Korolyuk, E.A., Kosachev, P.A., Kupriyanov, A.N., Luferov, A.N., Melnikov, D.G., Mikhailova, M.A., Nikiforova, O.D., Orlova, L.V., Ovchinnikova, S.V., Pinzhenina, E.A., Poliakova, T.A., Shekhovstsova, I.N., Troshkina, V.I., Tupitsyna, N.N., Vasjukov, V.M., Vlasova, N.V., Verkhozina, A.V., Anenkhonov, O.A., Efremov, A.N., Glazunov, V.A., Khoreva, M.G., Kiseleva, T.I., Krestov, P.V., Kryukova, M.V., Kuzmin, I.V., Lashchinskiy, N.N., Pospelov, I.N., Pospelova, E.B., Zolotareva, N.V., & Sennikov, A.N. (2024). Checklist of vascular plants of Asian Russia. *Botanica Pacifica*, 13, 3-310. <https://doi.org/10.17581/bp.2024.13S01>
- 23.Diaz-Garcia, L., Rodriguez-Bonilla, L., Phillips, M., Lopez-Hernandez, A., Grygleski, E., & Atucha, A. (2019). Comprehensive analysis of the internal structure and firmness in American cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) fruit. *PLoS ONE*, 14(9), e0222451. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222451>
- 24.Edger, P.P., Iorizzo, M., Bassil, N.V., Benevenuto, J., Ferrão, L.F., Giongo, L., Hummer, K., Lawas, L.M., Leisner, C.P., Li, C., Munoz, P.R., Ashrafi, H., Atucha, A., Babiker, E.M., Canales, E., Chagné, D., DeVetter, L., Ehlenfeldt, M., Espley, R.V., Gallardo, K., Günther, C.S., Hardigan, M., Hulse-Kemp, A.M., Jacobs, Mck., Lila, M.A., Luby, C., Main, D., Mengist, M.F., Owens, G.L., Perkins-Veazie, P., Polashock, J., Pottoroff, M., Rowland, L.J., Sims, C.A., Song, G-q, Spencer, J., Vorsa, N., Yocca, A.E., & Zalapa, J. (2022). There and back again; historical perspective and future directions for *Vaccinium* breeding and research studies. *Horticulture Research*, 9. uhac083. <https://doi.org/10.1093/hr/uhac083>

25. Gorbunov, A.B., & Luzyanina, O. (2000). Chromosome numbers of Vacciniaceae species in CSBG collection. In *Problems of rational utilization and reproduction of berry plants in boreal forests on the eve of the XXI century: conference proceedings* (pp. 146-150). Forest Institute, NAS, Belarus. (In Russian).
26. Gorbunov, A.B. (1993). Introduction and breeding of Vacciniaceae in Siberia. *Acta Horticulturae*, 346, 103-106. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213800038>
27. Gorbunov, A.B. (1992). Introduction and Breeding of *Vaccinium* and *Oxycoccus* Species in Siberia. *Journal of Small Fruit & Viticulture*, 1(2), 55-66. https://doi.org/10.1300/J065v01n02_07
28. Hancock, J., Lyrene, P., Finn, C., Vorsa, N., & Lobos, G. (2008). Blueberries and cranberries. In J.F. Hancock (Ed.), *Temperate Fruit Crop Breeding* (pp. 115-150). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6907-9_4
29. Lehmushovi, A., Hokkanen, H., & Hiirsalmi, H. (1993). Cranberry breeding in Finland. *Acta Horticulturae*, 346, 322-326 <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1993.346.44>
30. McCown, B.H., & Zeldin, E.L. (2005). *Vaccinium* spp. Cranberry. In R.E., Litz (Ed.) *Biotechnology of Fruit and Nut Crops* (pp. 247-263). CAB International. <https://doi.org/10.1079/9780851996622.0247>
31. Ravanko, O. (1990). The taxonomic value of morphological and cytological characteristics in *Oxycoccus* (subgenus of *Vaccinium*, Ericaceae) species in Finland. *Annales Botanici Fennici*, 27(3). 235-239. <http://www.jstor.org/stable/23725362>.
32. Rice, A., Glick, L., Abadi, S., Einhorn, M., Kopelman, N., Salman-Minkov, A., Mayzel, J., Chay, O., & Mayrose, I. (2015). The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist*, 206(1), 19-26. <https://doi.org/10.1111/nph.13191>
33. Ripa, A., & Audriņa, B. (2009). Rabbiteye blueberry, American cranberry and lingonberry breeding in Latvia. *Latvian Journal of Agronomy – Agronomija Vestis*. 12 (1), 93-98. <https://llufb.llu.lv/conference/agrvestis/content/n12/Latvia-Agronomijas-Vestis-12-2009-93-98.pdf>
34. Serres, R.A., McCown, B.H., Zeldin, E.L., Stang, E.J., & McCabe, D.M. (1994). Applications of biotechnology to cranberry: a model for fruit crop improvement. *Acta Horticulturae*, 345, 149-156. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1993.345.20>
35. Suda, J., & Lysák, M.A. (2001). A taxonomic study of the *Vaccinium* sect. *Oxycoccus* (Hill) W.D.J. Koch (Ericaceae) in Czech Republik and adjacent territories. *Folia Geobotanica*, 36, 303-320. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02803183>
36. Vander Kloet, S.P. (1983). The taxonomy of *Vaccinium* & *Oxycoccus*. *Rhodora*, 85(841), 1-43. <https://doi.org/10.5281/zenodo.16659007>
37. Vander Kloet, S.P. (1988). The Genus *Vaccinium* in North America. *Agriculture Canada*, 1828, 201.
38. Yocca, A.E., Platts, A., Alger, E., Teresi, S., Mengist, M.F., Benevenuto, J., Ferrão, L.F.V., Jacobs, McK., Babinski, M, Magallanes-Lundback, M., Bayer, P., Golicz, A., Humann, J.L., Main, D., Espley, R.V., Chagné, D., Albert, N.W., Montanari, S., Vorsa, N., Polashock, J., Díaz-García, L., Zalapa, J., Bassil, N.V., Munoz, P.R., Iorizzo, M., & Edger, P.P. (2023). Blueberry and cranberry pangenomes as a resource for future genetic studies and breeding efforts. *Horticulture Research*, 10(11), uhad202. <https://doi.org/10.1093/hr/uhad202>
39. Zeldin, E.L., & McCown, B.H. (2003). Application of Polyploidy to Cranberry Breeding and Biotechnology. *Acta Horticulturae*, 626, 133-139. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2003.626.18>
40. Zeldin, E.L., & McCown, B.H. (2002). Towards the development of a highly fertile polyploid cranberry. *Acta Horticulturae*, 574, 175-180. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2002.574.26>

Авторы:

Алексей Борисович Горбунов, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории интродукции пищевых растений, ФГБНУ «Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН», alex_gorbunov22@mail.ru
ORCID: 0000-0001-8102-0529
SPIN: 9026-1530

Евгений Викторович Титов, аспирант, младший научный сотрудник лаборатории интродукции пищевых растений, ФГБНУ «Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН», titov812009@yandex.ru
ORCID: 0009-0002-3878-8203
SPIN: 1179-3859

Authors:

Alexey B. Gorbunov, Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher at the Laboratory of Introduction of Food Plants of Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, alex_gorbunov22@mail.ru
ORCID: 0000-0001-8102-0529
SPIN: 9026-1530

Evgeny V. Titov, Postgraduate Student, Junior Researcher at the Laboratory of Introduction of Food Plants of Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, titov812009@yandex.ru
ORCID: 0009-0002-3878-8203
SPIN: 1179-3859

Отказ от ответственности: заявления, мнения и данные, содержащиеся в публикации, принадлежат исключительно авторам и соавторам. ФГБНУ ВНИИСПК и редакция журнала снимают с себя ответственность за любой ущерб людям и/или имуществу в результате использования любых идей, методов, инструкций или продуктов, упомянутых в контенте.